

# LA DIVERGENCIA GENETICA ENTRE POBLACIONES DEL AREA ANDINA CENTRO MERIDIONAL EVALUADA MEDIANTE RASGOS NO METRICOS DEL CRANEO

José A. Cocilovo,<sup>1\*</sup> Hugo H. Varela<sup>1</sup> y Tyler G. O'Brien<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Departamento de Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales. Universidad Nacional de Río Cuarto. 5800 Río Cuarto. Argentina*

<sup>2</sup>*Department of Sociology, Anthropology and Criminology. University of Northern Iowa. Baker 356. Cedar Falls, Iowa. USA*

**PALABRAS CLAVE**  $F_{ST}$ ; relaciones biológicas; rasgos no métricos; Area Andina Centro Meridional

**RESUMEN** Durante más de 10.000 años el Area Andina Centro Meridional proporcionó un escenario ideal para el desarrollo de distintas poblaciones y entidades culturales, interactuando a través de una amplia red de intercambio y distribución de productos. A pesar de este nivel de interacción, la información métrica disponible (Bolivia, Norte de Chile y Noroeste Argentino), reveló un fuerte proceso de divergencia genética ( $F_{ST} = 0.195$ ) entre subregiones (Varela et al., 2008). Esta evidencia es contrastada en el presente trabajo a partir del análisis de una muestra integrada por 1416 individuos de ambos sexos, cubriendo un intervalo de 4.500 años. Se emplearon 12 atributos (rasgos no métricos) del cráneo registrados como presencia-ausencia. Las diferencias entre subáreas fueron evaluadas mediante la estadística MMDS y  $D^2$  de Mahalanobis calculada a partir de componentes principales. Ambas matrices de distancias fenotípicas presentaron

una alta correlación, destacando una significativa diferenciación a nivel regional. La mayor distancia se registra entre el Noroeste Argentino y el Norte de Chile, ocupando Bolivia una posición equidistante entre ambas regiones. Dentro de cada región las muestras están más relacionadas entre si ((Cochabamba, (Puna, Quebrada, Valliserrana y Pampa Grande), (Arica, Pisagua, Norte Semiárido)). Hay mayor vinculación entre Cochabamba y el Noroeste Argentino y mayor divergencia entre los grupos de Chile. Se confirma un modelo de poblamiento a partir de la subdivisión de una población ancestral en dos ramas que ocuparon: una el Norte de Chile y otra el Noroeste Argentino. En cada una de ellas el proceso dispersivo originó varias líneas que se diferenciaron gradualmente hacia el sur, durante la exploración de nuevos ambientes cuya conquista y colonización garantizó la subsistencia de la población. Rev Arg Antrop Biol 11(1):43-59, 2009.

**KEY WORDS**  $F_{ST}$ ; biological relations; non metric traits; south central Andean region

**ABSTRACT** For more than 10,000 years, the south central Andean region was an ideal location for the development of different populations and cultural entities, interacting through a wide network of exchange and distribution of products. In spite of this level of interaction, the available metric information (Bolivia, North of Chile, and Northwest of Argentina) showed a strong process of genetic divergence ( $F_{ST} = 0.195$ ) among the sub-regions (Varela et al., 2008). This evidence is contrasted in the present work by means of the analysis of a sample of 1416 individuals of both sexes, covering a span of 4500 years. Twelve non-metric cranial traits, observed and scored as either present or absent, were employed. Differences between sub-regions were evaluated by means of the standardized mean measure of divergence (MMDS) and Mahalanobis distance

( $D^2$ ) was calculated with principal components. Both matrices of biological distances, representing phenotypic distances, presented a high correlation,

Financiamiento: PIP 5854/05, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) Argentina; Secretaría de Ciencia y Técnica-Universidad Nacional de Río Cuarto (SeCyT-UNRC) Argentina; Nacional Science Foundation's doctoral dissertation improvement grant (SBR 9903631). Ministerio de Ciencia y Técnica de la Provincia de Córdoba, Argentina.

\*Correspondencia a: José A. Cocilovo. Departamento de Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales. Universidad Nacional de Río Cuarto. 5800 Río Cuarto. Argentina. E-mail: jcocilovo@exa.unrc.edu.ar

Recibido 16 Diciembre 2008; aceptado 30 Julio 2009

emphasizing a significant difference at the regional level. The greatest distance was registered between northwestern Argentina and northern Chile, with Bolivia in an equidistant position away from both. Within each region the samples are more related to each other ((Cochabamba), (Puna, Quebrada, Valliserrana and Pampa Grande), (Arica, Pisagua, Norte Semiárido)). The greatest connection is between Cochabamba and northwestern Argentina, while the

largest divergence can be seen between the groups of Chile. Thus, we propose a populating model based on the subdivision of an ancestral population into two branches, one occupied the north of Chile and the other the northwest of Argentina. In each case, the dispersal process gave rise to several lines that differentiated gradually as they moved south in their exploration of new environments guaranteeing their survival. *Rev Arg Antrop Biol* 11(1):43-59, 2009.

En las últimas décadas la antropología biológica ha realizado un considerable esfuerzo para comprender y brindar un modelo realista sobre el poblamiento del Area Andina Centro Meridional, a partir de la caracterización de las poblaciones antiguas en base a rasgos métricos, no métricos y moleculares. Esto permitió disponer de una información relevante para evaluar relaciones biológicas y correlaciones entre distancias fenotípicas, geográficas y cronológicas e inferir el rol de factores microevolutivos (Cocilovo, 1981; Rothhammer et al., 1981; 1983; 1984; Rothhammer y Silva, 1989; Dittmar, 1996).

Los estudios empleando distancias biológicas permitieron evaluar tanto las probables relaciones entre los grupos como sus diferencias. Así, por un lado se establecieron vinculaciones entre el norte de Chile y las regiones altiplánica y amazónica (Rivera y Rothhammer, 1986; 1991; Moraga et al., 2001), mientras que por otro, se comprobaron diferencias marcadas entre las poblaciones del Norte de Chile y del Noroeste Argentino (Varela et al., 1999; Cocilovo et al., 2001a).

La variación biológica comprobada entre subáreas, entre regiones y entre localidades parece haber sido el resultado de un proceso evolutivo en el cual predominó un modelo de aislamiento por distancia, con una fuerte dispersión de las frecuencias

génicas, moderada por efectos migratorios de rango medio y amplio. Por ejemplo, la temprana diferenciación entre grupos arcaicos del Norte de Chile y del Norte Semiárido se proyecta en el período Formativo, explicando la mayor parte de la diferenciación entre las distintas localidades hasta épocas tardías (Cocilovo et al., 2004; 2005; Varela et al., 2004a; 2006). En el período Tardío, en el Noroeste Argentino, las diferencias morfológicas establecidas, en base al análisis de rasgos métricos y no métricos, entre Puna, Quebrada de Humahuaca, Valliserrana y Selvas Occidentales, también se consideran el resultado de un proceso microevolutivo similar (Varela et al., 2004b, c).

La divergencia genética de los grupos que protagonizaron la exploración, conquista y colonización de un determinado territorio, es el resultado de un proceso complejo de naturaleza biocultural. En parte puede ser explicado midiendo la magnitud del fenómeno dispersivo en el tiempo y en el espacio, en función del tamaño efectivo de la población y del efecto moderador de la migración a nivel local y regional. Un indicador de este último factor evolutivo puede ser obtenido evaluando la información arqueológica disponible, a partir de la cual podría ser posible hacer inferencias sobre la magnitud y la intensidad del efecto migratorio. Sin embargo,

la relación entre marcadores culturales y biológicos no es directa ni clara. Por ejemplo, en Bolivia, la población correspondiente al Período Medio de los valles occidentales de Cochabamba, a 400 km de Tiwanaku, presentó una marcada diferenciación morfológica con respecto a este centro de influencia altiplánica, a pesar de la interacción esperada por la información arqueológica disponible (O'Brien, 2003). Por otra parte, desde el punto de vista genético, la influencia de Tiwanaku parece haber sido más importante en el valle de Moquegua (Blom et al., 1998), sin embargo hacen falta más pruebas para obtener una explicación más estable.

En un trabajo reciente (Varela et al., 2008), a partir del análisis de caracteres métricos observados en una extensa muestra de 1586 individuos del Area Andina Centro Sur (ca. 3000 AC-1500 DC, Figura 1), se comprobó una marcada diferenciación fenotípica entre las subáreas definidas como Bolivia, Norte de Chile y Noroeste Argentino (Lambda de Wilks: 0.2994,  $\chi^2 = 1899.58$ , con 34 y 3134 gl,  $p < 0$ ). Coincidiendo con esta información, se estableció una divergencia genética promedio estimada por el estadístico  $F_{ST} = 0.0976$  ( $h^2 = 0.55$ ), indicando sin dudas, el resultado de un antiguo proceso microevolutivo que determinó la dispersión de las frecuencias génicas a nivel local y regional. Aunque los valores  $D^2$  entre pares de subregiones indicaron diferencias significativas, el valor puro de distancia reveló una mayor proximidad de la población de los valles de Cochabamba con el Noroeste Argentino que con el Norte de Chile. El análisis comparativo entre pares de localidades con muestras disponibles para el Area Andina Centro Meridional, también reflejó la exis-

tencia de diferencias morfológicas significativas en todos los casos, coincidiendo con una marcada divergencia genética ( $F_{ST} = 0.1954$ ) que alcanza a explicar el 20% de la variación total.

Siguiendo la idea del trabajo anterior (Varela et al., 2008), el objetivo del presente es repetir el mismo estudio, a partir del análisis de la distribución de rasgos no métricos (atributos) del cráneo para evaluar las relaciones biológicas entre las poblaciones que habitaron las subáreas del Norte de Chile, Noroeste Argentino y Valles Orientales de Bolivia. Además, la posibilidad de contrastar ambos modelos de poblamiento (métrico y no métrico), permitirá hacer inferencias acerca de la información contenida y susceptible de ser recuperada con ambos tipos de caracteres.

## MATERIAL Y METODOS

La muestra está constituida por un total de 1416 individuos adultos de ambos sexos, normales y deformados artificialmente de varios tipos (tabular erecto y oblicuo, circular erecto y oblicuo) según Dembo e Imbelloni (1938), correspondientes a tres regiones del Area Andina Centro Sur: Bolivia (CCBB), Noroeste Argentino (NOA) y Norte de Chile (NCH). Cada una de ellas comprende las subregiones (Figura 1) que se detallan en la Tabla 1 donde se mencionan los respectivos tamaños muestrales. La determinación del sexo y la edad fue realizada de acuerdo con Acsádi y Nemeskéri (1970), Molnar (1971), Bass (1981), Lovejoy (1985) y Buikstra y Ubelaker (1994). En un trabajo anterior se brindan detalles sobre el depósito de las colecciones, asignación cronológica y cultural y referencias bibliográficas (Varela et al., 2008).



Fig.1. Area Andina Centro Meridional.

## MICROEVOLUCION DE LAS POBLACIONES DEL AREA ANDINA CENTRO SUR

La colección de Cochabamba (Bolivia) corresponde a los períodos Formativo (0-500 DC), Tiwanaku (500-1100 DC), Pos Tiwanaku e Inca (1100-1540 DC) e Histórico (desde 1540 DC) (O'Brien, 2003). Los materiales del Norte de Chile (Arica (ARI), Pisagua (PISA) y Norte Semiárido (NS)) comprenden los períodos Arcaico Tardío (3000 AC-1000 AC), Formativo (1000 AC-500 DC), Tiwanaku (300 DC-1000 DC), Desarrollo Regional (1000 DC-1470 DC) e Inka (1471-1532 DC) (Cocilovo et al., 1999; 2001b; Varela y Cocilovo, 2000; 2002; Cocilovo y Varela, 2002). La muestra del Noroeste Argentino (Puna (PUNA), Quebrada de Humahuaca (QUE), Valliserrana (VALL) y Selvas Occidentales (SELV)) (Figura 1) está integrada por materiales de los períodos Agroalfareros Temprano (500 AC-650 DC), Medio (650 DC-850 DC), Tardío (850 DC-1480 DC) e Inca (1489 DC-1535 DC) (Cocilovo y Baffi, 1985; Baffi y Cocilovo, 1989; Baffi et al., 1996; Cocilovo et al., 2001a).

Se emplearon 12 caracteres no métricos del cráneo (Tabla 2) evaluados en los estados: ausencia/presencia. Fueron seleccionados por su mayor visibilidad y facilidad para el registro, con el objeto de minimizar el error interobservador. El registro de rasgos bilaterales fue unificado. El análisis de la variabilidad entre y dentro de grupos se estudió considerando las unidades muestrales de la siguiente manera (Tabla 1): 1) las tres regiones geográficas principales: Bolivia, Noroeste Argentino y Norte Chile; 2) las subregiones o subáreas: una de Bolivia (Valles de Cochabamba), cuatro del Noroeste Argentino (Quebrada, Puna, Valliserrana y Selvas Occidentales) y tres del Norte de Chile (Arica, Pisagua y Norte Semiárido) y 3) Norte de Chile y Noroeste Argentino, separadamente.

La evaluación de las diferencias entre las poblaciones se realizó utilizando dos aproximaciones: una mediante el estadístico MMD y otra con la  $D^2$  de Mahalanobis (Sjøvold, 1973; Seber, 1984). Para el cálculo de este último valor se empleó la

*TABLA 1. Area Andina Centro Sur; tamaño de las muestras*

Región (Código)	Subregión (Código)	Tamaño muestral			
		M	F	s/d	Total
Bolivia (BOL)	Valles de Cochabamba (CCBB)	100	133		233
	Puna Jujeña (PUNA)	51	66		117
N.O. Argentino (NOA)	Quebrada Humahuaca (QUE)	147	119		266
	Selvas Occidentales (SELV)	21	25		46
	Valliserrana (VALL)	119	106	4	229
Norte Chile (NCH)	Arica (ARI)	164	172		336
	Pisagua (PISA)	39	29	2	70
	Norte Semiárido (NS)	53	60	6	119
Total observaciones		694	710	12	1416

transformación de los datos originales en 12 componentes principales (100% de la variabilidad), en los cuales, aplicando el Modelo Lineal General (GLM), se eliminaron los efectos sexo, edad y deformación artificial. Este procedimiento permitió realizar un análisis más prolijo y detallado de la información disponible arribando a resultados perfectamente compatibles. Las matrices de distancias logradas con MMD y  $D^2$  fueron comparadas por medio de la prueba de Mantel (Smouse et al., 1986) corrida con 1000 permutaciones. Con el fin de representar gráficamente las relaciones entre las muestras con las distancias MMD entre grupos, se elaboró un dendrograma empleando la técnica de agrupamiento de Ward (1963).

La divergencia genética entre las poblaciones ( $F_{ST}$ ) se estimó mediante el procedimiento desarrollado para caracteres cuantitativos por Relethford y Blangero (1990), con los valores residuales del cálculo de componentes principales. La aplicación de este modelo supone que los caracteres no métricos son selectivamente neutros, que la migración es constante, que el número de migrantes es igual entre pares de grupos y la tasa de mutación es similar en todas las poblaciones (Relethford, 1994; Relethford y Harpending, 1994).

El cálculo de los  $F_{ST}$  fue realizado con una heredabilidad de 0.55 (programa RMET 5.0 de J.H. Relethford). Este valor es corrientemente usado en la bibliografía sobre el tema y en nuestro caso se corresponde bastante bien con las estimaciones de repetibilidad para atributos morfológicos del tipo empleados en este trabajo. Por ejemplo, en los materiales de Cochabamba la repetibilidad promedio es de 0.645 ( $\pm 0.04$ ), calculada como la correlación

tetracórica bilateral, lo cual representa el valor máximo esperado de  $h^2$  en esta muestra. El valor empleado de  $h^2 = 0.55$  permite la comparabilidad con resultados obtenidos por otros autores y con otros tipos de rasgos.

## RESULTADOS

En las Tablas 2 y 3 se presentan los valores absolutos asociados con el registro de los rasgos y el número total de observaciones realizadas para las tres regiones principales y para cada subregión. Existen diferencias morfológicas estadísticamente significativas, entre las tres regiones evaluadas por medio del lambda de Wilks ( $0.72883 \approx F(24 \text{ y } 2622 \text{ gl}) = 18.720$ ;  $p < 0.000$ ) y de las distancias  $D^2$  y MMD (Tabla 4) cuyos resultados coinciden totalmente. Bolivia se diferencia más del Norte de Chile, que del Noroeste Argentino, mientras que estas dos regiones presentan un valor de distancia intermedio. En la Tabla 5 se puede observar, a partir de los valores  $r_{ij}$ , que el Noroeste Argentino se encuentra más próximo al valor medio regional que las otras regiones. En base a los valores MMD, en la Figura 2 se presentan las relaciones entre regiones y se destaca la proximidad entre Bolivia y el Noroeste Argentino.

El análisis discriminante para todas las subáreas revela diferencias globales significativas (Lambda de Wilks: 0.602,  $F(84,8006 \text{ gl}) = 8.2346$ ;  $p < 0.000$ ). Los valores  $D^2$  y MMD también muestran la existencia de diferencias significativas en la mayoría de las comparaciones realizadas entre pares de subregiones (Tabla 6, valores en negrita), siendo los resultados consistentes entre ambas técnicas de evaluación (prueba de Mantel:  $r = 0.90$ , para



# MICROEVOLUCION DE LAS POBLACIONES DEL AREA ANDINA CENTRO SUR

TABLA 2. Area Andina Centro Sur, distribución de los atributos (rasgos no métricos) por región

Caracter	Código/N	CCBB	NOA	NCH	Total
Foramen/escotadura supraorbital	SONF	232	640	320	1192
	N	233	650	485	1368
Sutura infraorbital	IOS	139	362	183	684
	N	210	595	485	1290
Foramen infraorbital múltiple	MIF	61	295	143	499
	N	211	597	492	1300
Foramen parietal	PAF	199	502	390	1091
	N	233	647	505	1385
Hueso apical	APBO	35	141	36	212
	N	230	632	509	1371
Hueso lambdoideo	LAO	127	404	200	731
	N	233	626	510	1369
Hueso artérico	ASTBO	38	117	58	213
	N	232	629	516	1377
Hueso en sutura occipito mastoidea	OMO	51	204	101	356
	N	230	626	512	1368
Hueso en sutura parietal	PARBO	72	135	173	380
	N	233	624	512	1369
Canal hipogloso doble	DIVHC	86	213	137	436
	N	226	598	454	1278
Dehiscencia timpánica	TYMD	108	444	193	745
	N	232	642	514	1388
Foramen mastoideo	MASFL	229	472	267	968
	N	232	647	483	1362

N: número de observaciones totales efectivas asociadas con el registro del rasgo.

8 grupos, 1000 permutaciones,  $t = 3.53$  y  $p [Z_{obs} > Z_{aleatorio}] = 0.9998$ ). Los valores MMD no indican diferencias significativas entre las muestras del Noroeste Argentino, información que se repite a partir de los valores  $D^2$ , excepto para el par Puna-Valliserrana. En el Norte de Chile, la diferencia entre Pisagua y Arica se prueba sólo con la  $D^2$ , pues el valor MMD no es significativo. La mayoría de las diferencias significativas se dan entre muestras pertenecientes a diferentes regiones, siendo las más divergentes Cochabamba y

el Norte Semiárido de Chile. Estas series presentan la mayor distancia al promedio regional destacado por los valores  $r_{ii}$  respectivos (Tabla 7). En la Figura 3 se presentan las relaciones entre las subregiones en base a los valores MMD.

La subdivisión de la población del Area Andina Centro Meridional en las tres regiones consideradas, permite explicar un 3% de la varianza genética total ( $F_{ST} = 0.0323$ ), mientras que la subdivisión en subregiones explica el 5% de la variación genética total (Tabla 8; valor  $F_{ST} =$

TABLA 3. Area Andina Centro Sur, distribución de los atributos (rasgos no métricos) por subárea

	CCBB	PUNA	QUE	SELV	VALL	ARI	PISA	NS	Total
SONF	232	117	260	44	219	237	23	60	1192
N	233	117	264	45	224	322	47	116	1368
IOS	139	68	151	22	121	141	18	24	684
N	210	110	255	41	189	307	67	111	1290
MIF	61	63	141	19	72	90	37	16	499
N	211	111	257	41	188	313	68	111	1300
PAF	199	95	214	29	164	260	63	67	1091
N	233	117	261	44	225	319	70	116	1385
APBO	35	25	61	6	49	20	9	7	212
N	230	115	263	42	212	321	70	118	1371
LAO	127	72	162	29	141	135	38	27	731
N	233	115	263	42	206	322	70	118	1369
ASTBO	38	27	37	7	46	27	13	18	213
N	232	114	256	41	218	330	70	116	1377
OMO	51	38	73	17	76	59	16	26	356
N	230	116	254	41	215	326	70	116	1368
PARBO	72	28	61	13	33	95	30	48	380
N	233	115	255	45	209	325	70	117	1369
DIVHC	86	37	86	20	70	99	16	22	436
N	226	114	241	44	199	311	68	75	1278
TYMD	108	78	181	33	152	119	35	39	745
N	232	116	258	45	223	329	68	117	1388
MASFL	229	68	191	31	182	195	28	44	968
N	232	117	263	43	224	328	41	114	1362

N: número de observaciones totales efectivas asociadas con el registro del rasgo.

TABLA 4. Area Andina Centro Sur; valores  $D^2$  de Mahalanobis y MMD entre regiones

Regiones	$D^2$	MMD
CCBB-NOA	0.685	0.1099
CCBB-NCH	2.221	0.2774
NOA-NCH	1.008	0.2148

<sup>1</sup>En todos los casos el valor F de la  $D^2$  se distribuye con 12 y 1311 grados de libertad y el nivel de  $p=0.0000$ .

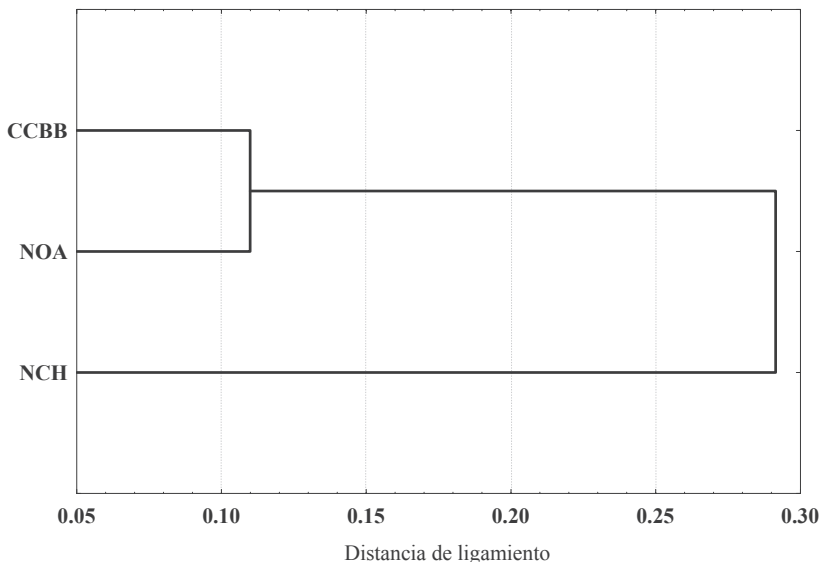
TABLA 5. Area Andina Centro Sur; distancia al centroide y varianza fenotípica dentro de grupo para cada región

Región	$r_{ii}$	se	Varianza
CCBB	0.040	0.0054	0.851
NOA	0.009	0.0016	0.967
NCH	0.048	0.0042	1.064

Nota:  $h^2 = 0.55$ .



*Area Andina Centro Meridional*  
*Distancias MMD entre subáreas*



**Fig.2.** Area Andina Centro Meridional, relaciones entre subáreas

0.0492). En el NOA la divergencia genética ( $F_{ST} = 0.00421$ ) es baja, mientras que en el NCH ( $F_{ST} = 0.0296$ ) es mayor.

## DISCUSION

La correlación significativa entre los valores  $D^2$  y MMD, es un subproducto de la actual experiencia. En efecto, se destaca la consistencia entre los resultados obtenidos con la transformación de los valores puros de los rasgos binarios en componentes principales, la siguiente eliminación de los efectos sexo, edad y deformación y el empleo de los valores residuales para calcular la  $D^2$ , con los derivados del análisis de las distancias MMD. Por esta razón no se esperan variaciones en la estimación de  $F_{ST}$  con esta tipo de rasgos producida por factores intramuestrales.

Las diferencias significativas entre las tres regiones inferidas a partir del análisis

de las distancias fenotípicas de los rasgos no métricos ( $D^2$  y MMD) indican la efectiva estructuración de la población del Area Andina Centro Meridional en tres grandes regiones: Cochabamba, Noroeste Argentino y Norte de Chile, producida por un proceso dispersivo moderado por efectos migratorios de amplio rango, lo cual supone la existencia de niveles variables de interacción biocultural. Considerando los valores puros de las distancias, la población de los Valles de Cochabamba parece haber estado más emparentada con el Noroeste Argentino que con el Norte de Chile (Figuras 2, 3).

Estos resultados son coherentes con los obtenidos con rasgos métricos (Varela et al., 2008). Si bien se observan diferencias fenotípicas significativas entre las tres regiones, esto no impide pensar su origen a partir de una única población ancestral. La acción de los factores microevolutivos

*TABLA 6. Area Andina Centro Sur, distancias MMD (hemimatriz superior) y  $D^2$  de Mahalanobis (hemimatriz inferior) entre subregiones*

Subregión	CCBB	PUNA	QUE	SELV	VALL	ARI	PISA	NS
CCBB	----	<b>0.163</b>	<b>0.112</b>	0.124	<b>0.088</b>	<b>0.217</b>	<b>0.330</b>	<b>0.531</b>
PUNA	<b>1.194</b>	-----	0.007	0.017	0.037	<b>0.214</b>	<b>0.277</b>	<b>0.480</b>
QUE	<b>0.767</b>	0.201	----	0.006	0.019	<b>0.172</b>	<b>0.216</b>	<b>0.447</b>
SELV	<b>1.243</b>	0.466	0.330	----	0.003	<b>0.170</b>	<b>0.223</b>	<b>0.388</b>
VALL	<b>0.575</b>	<b>0.332</b>	0.146	0.351	----	<b>0.195</b>	<b>0.267</b>	<b>0.458</b>
ARI	<b>1.474</b>	<b>0.771</b>	<b>0.621</b>	<b>1.075</b>	<b>0.663</b>	-----	0.084	<b>0.101</b>
PISA	<b>3.038</b>	<b>1.448</b>	<b>1.321</b>	<b>1.611</b>	<b>1.557</b>	<b>0.831</b>	-----	<b>0.176</b>
NS	<b>7.307</b>	<b>4.510</b>	<b>4.697</b>	<b>4.832</b>	<b>4.703</b>	<b>2.456</b>	<b>2.081</b>	-----

En todos los casos el valor F de la  $D^2$  se distribuye con 12 y 1306 grados de libertad y el nivel de  $p < 0.01$  se indica en negrita.

*TABLA 7. Area Andina Centro Sur, distancias al centroide ( $r_{ii}$ ), error estándar (se) y varianza fenotípica dentro de grupo para cada subregión*

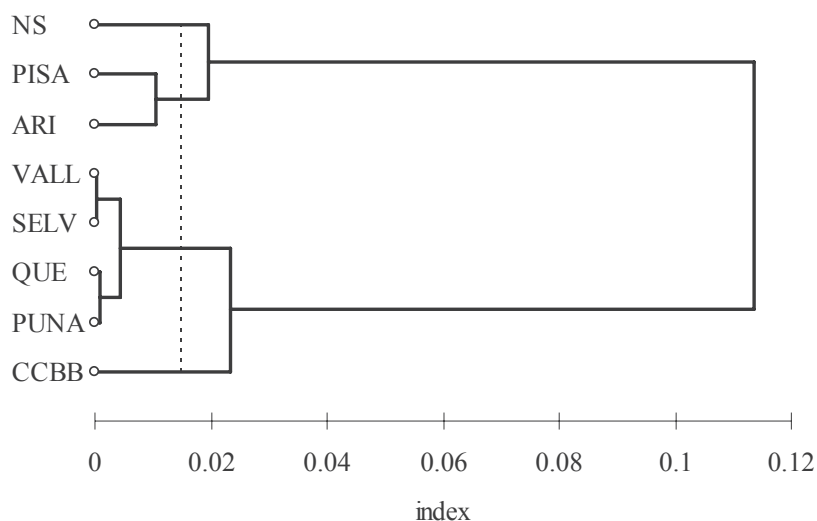
Subregión	$r_{ii}$	se	Varianza
CCBB	0.0790	0.007	0.851
PUNA	0.0209	0.005	1.028
QUE	0.0150	0.003	0.955
SELV	0.0315	0.011	0.993
VALL	0.0170	0.003	0.940
ARI	0.0138	0.003	1.006
PISA	0.0441	0.010	1.057
NS	0.2086	0.019	1.125

Nota:  $h^2 = 0.55$

*TABLA 8. Area Andina Centro Sur, valores de  $F_{ST}$  y varianza fenotípica media dentro de grupo a nivel regional y subregional*

Muestra	$F_{ST}$	se	Varianza fenotípica media dentro de grupo
Región (CCBB, NOA, NCH )	0.03226	0.00227	0.961
Subregión del NOA (PUNA, QUE, SELV, VALL )	0.00421	0.00217	1.011
Subregión del NCH (ARI, PISA, NS )	0.0296	0.00417	1.000
Subregiones de CCBB, NOA y NCH (CCBB, PUNA, QUE, SELV, VALL, ARI, PISA, NS )	0.0492	0.00306	0.994

Nota:  $h^2 = 0.55$

*Dendrograma distancias MMD*

**Fig.3.** Area Andina Centro Meridional, Distancias MMD, relaciones entre subregiones.

y el desarrollo de los grupos fundadores en relativo aislamiento, explica no sólo la diferenciación en el tiempo de Cochabamba, Norte de Chile y Noroeste Argentino, sino también la de los grupos dentro de cada región correspondientes a las distintas subáreas.

El análisis de las diferencias entre las subáreas confirma el proceso dispersivo global y aporta más elementos de juicio para comprender la naturaleza de la divergencia. Las poblaciones del Norte Semiárido de Chile y de Bolivia, se diferencian marcadamente del resto. Entre los grupos chilenos existe una mayor divergencia que entre los grupos del Noroeste Argentino (Tabla 6), fenómeno dependiente, sin dudas, de las distribuciones de las poblaciones desde el punto de vista cronológico y espacial, aunque esta explicación no impide pensar en un proceso dispersivo de características diferentes en cada región.

Las muestras del NCH se distribuyen por un amplio espacio de 1600 km de longitud,

con un rango cronológico desde 3000 AC. hasta 1450 DC., mientras que las muestras del NOA, con cronologías entre 600 y 1450 DC., representan un territorio de aproximadamente 700 km de longitud. Los valores  $F_{ST}$  para rasgos no métricos indican un proceso dispersivo mayor en el NCH que en el NOA (Tabla 8), alcanzando en aquella región el 3% y en ésta el 4% de la varianza total entre subáreas. El NOA se encuentra más próximo al valor medio para el Area Andina Centro Meridional (Tabla 3) por una distribución más homogénea de la variación genética a nivel regional y una mayor semejanza con el pool génico de la población ancestral.

Las menores distancias entre la población de Cochabamba y el NOA, tanto con MMD como  $D^2$  (Tabla 6), indican un mayor nivel de interacción entre estas subáreas (Figura 3), lo cual coincide con los resultados del análisis de rasgos métricos (Varela et al., 2008).

La divergencia entre grupos de una y otra vertiente del macizo andino fue advertida en un estudio antiguo sobre el poblamiento de América del Sur en general y del Area Andina Centro Meridional en particular (Rothhammer et al., 1984). El análisis posterior de las diferencias entre el NCH y el NOA confirmó la segregación de ambos conjuntos poblacionales por la restricción del flujo génico producido por el efecto de la cordillera andina (Varela et al., 1999; 2008).

La información sobre el proceso de divergencia genética obtenida con rasgos no métricos, es diferente de la suministrada por los caracteres métricos, posiblemente por la influencia de distintos factores genéticos y ambientales operando durante el desarrollo. La existencia de un proceso dispersivo más marcado con rasgos métricos comprobado casi en las mismas poblaciones, plantea un problema cuya explicación no es fácil. Con la información hasta ahora disponible, sólo es posible inferir que los determinantes genéticos que influyen en la varianza genotípica de los rasgos no métricos, se distribuyen más uniformemente dentro de las distintas líneas (subáreas, regiones o localidades) y se destaca una mayor VPw (varianza fenotípica) promedio por línea para este tipo de rasgos.

Desde el punto de vista de los caracteres craneométricos, la subdivisión del área de estudio en tres regiones (CCBB, NCH, NOA) explica un 10% de la varianza genética total ( $F_{ST} = 0.10$ , redondeado). En el NOA (Puna, Quebrada, Valliserrana y Selvas Occidentales) este estadístico alcanza a 0.14, mientras que en el NCH (Arica, Pisagua y San Pedro de Atacama) es de 0.06 (Varela et al., 2008). Este último valor es

compatible con estimaciones realizadas entre diferentes períodos cronológicos de San Pedro de Atacama ( $F_{ST} = 0.046$ ), así como en la costa y valle de Azapa ( $F_{ST} = 0.06$ ) (Varela y Cocilovo 2002; 2009 en prensa).

Valores de divergencia semejantes al citado antes para el Area Andina Centro Meridional y NOA, fueron registrados a nivel continental, como por ejemplo: a)  $F_{ST} = 0.112$  ( $h^2 = 0.55$ ) entre grandes regiones (Europa, Africa y Extremo Oriente),  $F_{ST} = 0.144$  considerando seis grandes regiones (Europa, Africa, Australasia, Polinesia, Americas y Lejano Oriente) (Relethford, 1994) y  $F_{ST} = 0.11$ , en tres muestras americanas (Relethford, 2001), b)  $F_{ST} = 0.1531$  ( $h^2 = 0.559$ ) para un conjunto de grupos sudamericanos y 0.0889 entre series patagónicas (Sardi et al., 2005), c) también se presentaron estimaciones de divergencia semejantes entre grandes áreas septentrionales, orientales y occidentales de Sudamérica ( $F_{ST} = 0.117$  a 0.106) (Pucciarelli et al., 2006) y d) el valor más dispar de  $F_{ST} = 0.24$  con materiales muy diversos de colecciones actuales y antiguas de Ecuador, México, Cuba, Perú, incluyendo españoles y negros (Ross et al., 2002) que contrasta con: e) el valor  $F_{ST} = 0.018$  ( $h^2 = 0.55$ ), empleando datos odontométricos en muestras prehistóricas del Período Clásico Maya (Scherer, 2007). Para este mismo tipo de datos, un amplio estudio reveló valores  $F_{ST}$  en el intervalo 0.1747 a 0.2033 entre grandes regiones a nivel mundial (Hanihara e Ishida, 2005). Para datos dermatoglíficos en la tribu Jirel de Nepal, se informó un valor  $F_{ST} = 0.0174$  y con mediciones antropométricas empleando una muestra de individuos adultos masculinos de Irlanda,  $F_{ST} = 0.0545$  (mínimo pues:  $h^2 = 1$ ) (Relethford y Blangero, 1990).

En cambio, son escasos los registros sobre estimaciones de divergencia genética realizadas con atributos morfológicos. Por ejemplo, empleando rasgos dentarios no métricos y muestras actuales correspondientes a distintas islas del archipiélago japonés (3000 km longitud NS), se estimaron  $F_{ST}$  con diferentes diseños de aglomeración. Estos valores (con  $h^2 = 0.55$ ) se ubican principalmente en el intervalo desde 0.012 a 0.05, alcanzando el máximo de 0.16, al considerar juntas todas las muestras disponibles (Haneji et al., 2007). Un bajo nivel de variación interregional fue determinado ( $F_{ST} = 0.078$ ) por Komesu et al. (2008) empleando rasgos no métricos craneales en muestras de un amplio territorio asiático y de distintas cronologías (desde 5000 AP hasta épocas recientes).

Los antecedentes citados ayudan a considerar más verosímiles las estimaciones aquí realizadas, sin embargo el problema de la discrepancia entre los modelos de divergencia obtenidos con ambos tipos de datos, prácticamente para las mismas muestras y utilizando la misma técnica de cálculo para la matriz R (Relethford y Blangero, 1990) y los valores  $F_{ST}$ , queda planteado para estimular futuros trabajos de investigación que ayuden a aclarar el tema. Es posible que la expresión de uno y otro tipo de rasgos dependan de determinantes genéticos y factores reguladores diferentes actuando durante la morfogénesis craneal a nivel general y local. Por otra parte, al emplear el mismo valor de  $h^2 = 0.55$  ( $V_G/V_P$ ), el cálculo de  $F_{ST}$  depende de la magnitud de la varianza fenotípica. Con la misma relación de proporcionalidad (0.55), una mayor  $V_P$  ( $\approx 1$ ) se corresponde con una mayor  $V_G$  promedio en todas las líneas, lo cual produce un valor  $F_{ST}$  me-

nor (atributos), mientras que una varianza fenotípica menor ( $\approx 0.84$ ) producirá una menor varianza genética (promedio dentro de grupos) y un mayor  $F_{ST}$ . Esto es igualmente válido tanto para el caso univariado como para el multivariado y plantea un problema, al considerar comparables valores de divergencia genética estimados con diferente tipos de rasgos cuantitativos. Recordamos que el valor de  $F_{ST}$  depende de  $h^2$ , cuando este valor aumenta aquél disminuye y se alcanza el menor valor de  $F_{ST}$  cuando  $h^2 = 1$  (Relethford, 1994).

Los modelos de diferenciación entre subáreas y entre localidades logrados con rasgos métricos y no métricos son comparables, excepto que en aquéllos se obtuvieron distancias  $D^2$  significativas en los dos niveles de análisis, mientras que con éstos las distancias (MMD y  $D^2$ ) indican una mayor homogeneidad dentro de subáreas (NCH y NOA). En el modelo métrico CCBB se ubica equidistante del NCH y NOA (Varela et al., 2008), aunque no puede negarse una mayor relación con esta subárea a través de PUNA, lo cual es perfectamente compatible con el modelo no métrico.

A pesar de la discordancia en la información brindada por los análisis realizados con mediciones y con atributos, no existen obstáculos para pensar en un modelo de poblamiento del Area Andina Centro Sur a partir de la subdivisión de una población ancestral que fue progresivamente poblando los valles de Cochabamba en Bolivia, el Noroeste Argentino y Norte de Chile. En cada una de ellas el proceso dispersivo originó varias líneas que se diferenciaron gradualmente durante la exploración conquista y colonización de nuevos ambientes, estrategia que garantizó la subsistencia de la población. En

este proceso fueron claves el efecto fundador, el reducido tamaño efectivo de los grupos, el apareamiento entre individuos emparentados, el gradual incremento de la población y el nivel de las interacciones biosociales entre subáreas y entre localidades.

Más allá de los problemas técnicos comentados, el poblamiento del Area Andina Centro Meridional es un tema relevante y un modelo de estudio a partir del cual podemos aprender mucho sobre el proceso microevolutivo en América del Sur. Una reflexión final basada en la experiencia realizada, nos permite proponer los siguientes temas de trabajo que deberían ser abordados de manera interdisciplinaria: 1) La dispersión de la población arcaica: el poblamiento del Altiplano, Yungas, Valles Transversales, desiertos, costas, Cuencas Intermedias, etc.; 2) El origen de la población formativa y la influencia de los grandes centros de interacción cultural, social, política y económica (altiplano de Bolivia, costa y sierra de Perú); 3) La configuración de las poblaciones del período medio (Tiwanaku); 4) La estructura biológica de las poblaciones tardías multiétnicas; 5) El impacto de la conquista europea y 6) La integración de la sociedad hispano indígena.

### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la asistencia, apoyo y aliento de un número de personas que ayudaron con este trabajo y diversos aspectos del proyecto en general: Deborah Blom, Ingrid Carlstein, William Isbell, John Janušek, David Pereira, Ramón Sanzetenea, Silvia Quevedo, María A. Costa, Vivian Standen y María F. Torres. Realmente apreciamos el acceso a las co-

lecciones esqueléticas proporcionada por los diversos museos del área de estudio. Cumplimos también con agradecer a los Editores en Jefe Dr. Héctor M. Pucciarelli y Dr. Francisco R. Carnese y a los revisores anónimos por los comentarios y sugerencias sobre la versión anterior de este manuscrito.

### LITERATURA CITADA

- Açsádi G, Nemeskéri J. 1970. History of human life span and mortality. Budapest: Akadémiai Kiadó.
- Baffi EI, Cocilovo JA. 1989. Evaluación del impacto ambiental en una población prehistórica: el caso de Las Pirguas (Salta, Argentina). *Revista de Antropología* 4:39-43.
- Baffi EI, Torres MF, Cocilovo JA. 1996. La población prehispánica de Las Pirguas (Salta, Argentina). Un enfoque integral. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 1:204-218.
- Bass WM. 1981. Human osteology: a laboratory and field manual of the human skeleton. Springfield, MO: University of Missouri Press.
- Blom DE, Hallgrímsson B, Keng L, Lozada CMC, Buikstra JE. 1998. Tiwanaku "colonization": bioarchaeological implications for migration in the Moquegua Valley, Peru. *World Archaeology* 30(2):238-261.
- Buikstra JE, Ubelaker D. 1994. Standards for data collection from human skeletal remains. Research Series No. 44. Arkansas Archaeological Survey, Fayetteville.
- Cocilovo JA. 1981. Estudio sobre discriminación y clasificación de poblacio-



- nes prehispánicas del N.O. Argentino. Publicación Ocasional Mus Nac Hist Nat 36:1-59.
- Cocilovo JA, Baffi EI. 1985. Contribución al conocimiento de las características biológicas de la población prehistórica de Puerta de La Paya (Salta). *Runa* 15:153-178.
- Cocilovo JA, Varela HH. 2002. La variación cronológica en la población prehistórica de San Pedro de Atacama, Chile. *Relaciones* 27:131-143.
- Cocilovo JA, Varela HH, Costa-Junqueira MA, Quevedo S. 2005. Los pescadores arcaicos de la desembocadura del Río Loa (Norte de Chile): el sitio Caleta Huelén 42. *Chungara* 37:5-19.
- Cocilovo JA, Quevedo S, Varela HH, Valdano S, Castro M. 1999. Biología del grupo prehistórico de Pisagua, costa norte de Chile. *Estudios Atacameños* 17:207-235.
- Cocilovo JA, Varela HH, Valdano SG. 2001a. Estructura de la población antigua de la Quebrada de Humahuaca. En: Berberían EE, Nielsen AE, editores. *Historia Argentina Prehispánica*. Tomo I. Córdoba. Argentina: Editorial Brujas. p 265-287.
- Cocilovo JA, Varela HH, Espoueyes O, Standen V. 2001b. El proceso microevolutivo de la población nativa antigua de Arica. *Chungara* 33:13-20.
- Cocilovo JA, Varela HH, Quevedo S, Standen V, Costa-Junqueira MA. 2004. La diferenciación geográfica de la población humana arcaica de la costa norte de Chile (5000-3000 AP) a partir del análisis estadístico de rasgos métricos y no métricos del cráneo. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 679-693.
- Dembo A, Imbelloni J. 1938. Deformaciones intencionales del cuerpo humano. *Humanior*. Sección A3. Buenos Aires: Imprenta Luis L. Gotelli.
- Dittmar M. 1996. A study of the face structure of highland and lowland populations in prehispanic South America. *Microvariation and population relationships*. *Coll Antropol* 20: 95-110.
- Haneji K, Hanihara T, Sunakawa H, Toma T, Ishida H. 2007. Non-metrical dental variation of Sakishima Islanders, Okinawa, Japan: a comparative study among Sakishima and neighboring populations. *Anthropological Science* 115:35-45.
- Hanihara T, Ishida H. 2005. Metric dental variation of major human populations. *Am J Phys Anthropol* 128:287-298.
- Komesu A, Hanihara T, Amano T, Ono H, Moneda M, Dodo Y, Fukumine T, Ishida H. 2008. Nonmetric cranial variation in human skeletal remains associated with Okhotsk culture. *Anthropological Science* 116(1):33-47.
- Lovejoy CO. 1985. Dental wear in the Libben population: its functional pattern and role in the determination of adult skeletal age and death. *Am J Phys Anthropol* 68:47-56.
- Molnar S. 1971. Human tooth wear: tooth function and cultural variability. *Am J Phys Anthropol* 34:175-189.
- Moraga M, Aspillaga E, Santoro C, Standen V, Carvallo P, Rothhammer F. 2001. Análisis de ADN mitocondrial en momias del norte de Chile avala hipótesis de origen amazónico de poblaciones andinas. *Revista Chilena de Historia Natural* 74:719-726.
- O'Brien TG. 2003. Cranial microvariation

- in prehistoric south central andean populations: an assessment of morphology in the Cochabamba Collection, Bolivia. Ph.D. Dissertation, Binghamton University, State University of New York.
- Pucciarelli HM, Neves WA, González-José R, Sardi ML, Ramírez Rozzi F, Struck A, Bonilla MY. 2006. East-West cranial differentiation in pre-Columbian human populations of South America. *HOMO* 57:133-150.
- Relethford JH. 1994. Craniometric variation among modern human populations. *Am J Phys Anthropol* 95:53-62.
- Relethford JH. 2001. Global analysis of regional differences in craniometric diversity and population substructure. *Hum Biol* 73:629-636.
- Relethford JH, Blangero J. 1990. Detection of differential gene flow patterns of quantitative variation. *Hum Biol* 62:5-25.
- Relethford JH, Harpending HC. 1994. Craniometric variation, genetic theory, and modern human origins. *Am J Phys Anthropol* 95:249-270.
- Rivera MA, Rothhammer F. 1986. Evaluación biológica y cultural de poblaciones Chinchorro: Nuevos elementos para la hipótesis de contactos transatlánticos Cuenca Amazonas-Costa Pacífico. *Chungara* 16-17:295-306.
- Rivera MA, Rothhammer F. 1991. The Chinchorro people of Northern Chile 5000 BC - 500 BC, a review of their culture and relationships. *Int J Anthropol* 6:243-255.
- Ross AH, Ubelaker DH, Falsetti AB. 2002. Craniometric variation in the Americas. *Hum Biol* 74:807-818.
- Rothhammer F, Silva C. 1989. Peopling of Andean South America. *Am J Phys Anthropol* 78: 403-410.
- Rothhammer F, Cocilovo JA, Quevedo S, Llop E. 1983. Afinidad biológica de las poblaciones prehistóricas del litoral ariqueño con grupos costeros y altiplánicos. *Chungara* 11:161-165.
- Rothhammer F, Cocilovo JA, Quevedo S. 1984. El poblamiento temprano de Sudamérica. *Chungara* 13:99-108.
- Rothhammer F, Quevedo S, Cocilovo JA, Focacci G, Llop E. 1981. Microevolución en poblaciones prehistóricas del área andina. 2. Variación craneométrica cronológica en los Valles de Arica. *Chungara* 8:275-289.
- Sardi ML, Ramírez Rozzi F, González-José R, Pucciarelli HM. 2005. South American craneofacial morphology: diversity and implications for amerindian evolution. *Am J Phys Anthropol* 128:747-756.
- Seber GAF. 1984. Multivariate observation. New York: John Wiley & Sons.
- Sherer AK. 2007. Population structure of the classic period Maya. *Am J Phys Anthropol* 132:367-380.
- Sjøvold T. 1973. The occurrence of minor non-metrical variants in the skeleton and their quantitative treatment for populations comparisons. *Homo* 24:204-233.
- Smouse PE, Long JC, Sokal RR. 1986. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Zoology* 35:627-632.
- Varela HH, Cocilovo JA. 2000. Structure of the prehistoric population of San Pedro de Atacama. *Curr Anthropol* 41:125-131.

- Varela HH, Cocilovo JA. 2002. Genetic drift and gene flow in a prehistoric population of the Azapa Valley and Coast, Chile. *Am J Phys Anthropol* 118: 259-267.
- Varela HH, Cocilovo JA. 2009. Microevolución en San Pedro de Atacama (norte de Chile): El Cementerio de Quito. *LAQ 20(2)* en prensa.
- Varela HH, Cocilovo JA, Baffi EI, Valdano SG. 1999. La población antigua de la Quebrada de Humahuaca y sus relaciones biológicas con áreas aledañas. *Revista Española de Antropología Biológica* 20:7-24.
- Varela HH, Cocilovo JA, Santoro CM, Rothhammer F. 2006. Microevolution of human archaic groups of Arica, Northern Chile, and its genetic contributions to populations from the formative period. *Revista Chilena de Historia Natural* 79:185-193
- Varela HH, Cocilovo JA, Quevedo S, Costa MA. 2004a. La estructura de la población de pescadores del período arcaico tardío y formativo de Arica. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 53:149-160.
- Varela HH, González MF, Torres MF, Cocilovo JA. 2004b. Estructura de la población prehistórica del noroeste argentino (sector septentrional). Distribución de características epigenéticas. *Revista Argentina de Antropología Biológica* 6(1):77-102.
- Varela HH, Paschetta CA, Cocilovo JA. 2004c. Las relaciones biológicas entre subáreas del N.O. argentino establecidas en base al análisis de caracteres métricos. *Relaciones* 29:317-330.
- Varela HH, O'Brien T, Cocilovo JA. 2008. The genetic divergence of prehistoric populations of the South-central Andes as established by means of craniometric traits. *Am J Phys Anthropol* 137:274-282.
- Ward J. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association* 58:236-244.